

## Ökológiai diverzitás, és a talajflóra diverzitása

Ismereteink hiányosak arra vonatkozóan, hogy a talajmikroflóra diverzitásának melyek a jellegzetes sajátosságai, és hogy a diverzitás hogyan változik a talajt mint környezetet jellemző állandó változások következtében. E kérdés tanulmányozása, megismerése különösen azért látszik időszerűnek, mert a civilizációs behatások általában a fajok minőségi és mennyiségi megoszlásának természetesen kialakult rendjét bolygatják meg.

A történelmi idők folyamán állandóan gyarapodott a mezőgazdasági termelésbe vont területek nagysága. A természetes ökoszisztémák evolúciósan kialakult faji sokfélesége helyett, a mezőgazdasági termelés, a társadalom igényeit kielégítő növény és állat fajokkal népesítette be a föld kiterjedt területeit. A termesztett fajok száma ezeken a területeken jelentősen alacsonyabb, mint a természetes flórát és faunát képező fajok mennyisége. A termelésbe vont területekről kiiktatott fajok populáció nagyságai csökkennek a bioszférán belül, és ezzel együtt az egyes fajok genotípusát meghatározó génállomány is csökken. Mivel az állandóan változó környezeti feltételekhez történő alkalmazkodó képességet a génállomány diverzitása biztosítja, ennek csökkenése a bioszféra fennmaradása szempontjából hosszú időtávlatban kedvezőtlen. VIDA [38] a jelenlegi időszak genetikai diverzitását 90%-kal becsüli alacsonyabbnak mint a történelmi időt megelőző korszakét.

A termeléssel kapcsolatos beavatkozások, a föld művelésbe vont területein, az egyes növény és állat fajok eloszlását és biomasszájának nagyságát változtatták meg közvetlenül, a szerves anyagok ásványosítását és így a növényi tápanyagok ciklizálásának talajonbelüli szakaszát biztosító mikrobiális lebontólánc taxonómiai és genetikai diverzitására csak közvetett hatást gyakoroltak.

A talajban élő mikroszervezetek taxonómiai diverzitásának esetleges „nem természetes változása” két szempontból lehet kedvezőtlen: a talaj körülmények között

egy-egy mikrobafajok populáció nagyságát a tápanyag, nedvesség, hőmérséklet, pH és még számos egyéb fizikai jellegű tényezőkön kívül, más fajok jelenléte is nagymértékben meghatározza. Diverz flóra esetén, a populáció nagyságokat befolyásoló biotikus tényezők, a talajba kerülő, nem speciális igényű patogén fajok populáció nagyságát is meghatározhatják, és ezzel az újabb fertőzési lehetőségeket is szabályozzák. Ezen kívül a talajflóra diverzitását természetestől eltérően befolyásoló hatások a biogén elemek ciklizálásának mennyiségi és minőségi viszonyait változtathatják meg lokálisan, de kiterjedtebben is.

A környezetvédelem elméleti alapjait jelentő ökológiai tudományág az élővilág jellemzőit az abiotikus és biotikus sokszoros kölcsönhatások eredményeképpen törekszik megismerni. A produktív biológia egy ökológiai rendszeren belül az anyag- és energiaforgalmat, az autökológia a kölcsönhatások eredményeként egy szervezet vagy egy faj viselkedését és a szünökológia életközösségek törvényszerűségeit kutatja. Az ökológiai tudományágaknak ilyen jellegű felosztása módszertani szempontból szükséges, nem jelenti azonban a vizsgálatok célkitűzéseinek és eredményeinek értékelése esetén is az éles határok fenntartásának szükségességét.

A lebontó láncot alkotó mikroszervezetek szünökológiai tanulmányozása jelentős módszertani nehézségekbe ütközik. A talajban élő mikroszervezetek természetes körülmények közötti megfigyelése szabad szemmel nem lehetséges. A közvetlen megfigyelésre vannak ugyan mikroszkópos módszerek, de taxonómiai meghatározásra ezek nem adnak módot. A baktériumok esetében a morfológiai sajátságokon kívül egy sor élettani és biokémiai tulajdonság ismerete is szükséges, a rendszertani hely megállapításához, de a mikrogombák esetében sem elégséges a közvetlenül megfigyelhető micélium vagy spóra morfológia rendszertani helyük eldöntéséhez. Mindkét esetben izolálásukat és tiszta tenyésztetbe vonásukat követően, morfológiai, élettani és

biokémiai vizsgálatok alapján lehet csak taxonómiai helyüket meghatározni.

A mikrobiális élet szempontjából a talaj jelenti a legbonyolultabb és változékonnyabb környezetet. Egy-egy jelenség megismerése érdekében szükségszerűen szimplifikálni kell, a befolyásoló tényezők összessége nem vizsgálható. Ezért a kísérleti eredmények érvényességének határait természetes körülmények között ellenőrizni kell.

Alábbiakban néhány szünökológiai kérdést, hipotézist és elméletet kívánok ismertetni. A vizsgálatok és eredményeik nagyrészt magasabbrendű organizmusokkal kapcsolatosak, de vonatkoztathatóak a lebontólag egyszerűbb szervezeteire is, ezért ismeretük az ilyenirányú vizsgálatok meghatározásánál fontosnak látszik.

A szünökológiai módszerek alapját egy valamilyen szempontból lehatárolt területen élő fajok egy részének vagy összességének egymással és szervesen környezetükkel kialakult kölcsönkapcsolatainak megismerése képezi. Az adatok többek között választ adhatnak arra, hogy milyen a kérdéses hely diverzitása, vagyis hogy hány faj van jelen és mi jellemzi megoszlásukat a vizsgált rendszerben.

#### *A taxonómiai diverzitás kialakulása és fajtái*

Egy fajhoz tartozó egyedeket az jellemez, hogy környezeti igényeik azonosak, vagyis anyagszerűségük révén szaporodásuk, mozgásuk stb. következtében környezetüket azonos módon veszik igénybe. Ökológiai kifejezést használva, azt mondjuk, hogy egy faj egy niche-t (ökológiai rést) foglal el környezetében vagy habitusában (habitus: elsősorban az abiotikus környezeti körülmények összegeződése). A fajhoz tartozó egyedek száma szaporodásuk következtében nő. A növekedés előbb vagy utóbb lehetetlenné teszi valamilyen külső tényező. Ilyen lehet a környezet tápanyag-szolgáltató képességének kimerülése, az exkréciós termékek felhalmozódása, szaporodással vagy mozgással kapcsolatos terek telítődése, és még számos egyéb, a faj életjelenségeivel kapcsolatos tényező. Az ilyen módon „feleslegben” levő egyedek fennmaradásának az adott helyen egyetlen lehetőség, hogy valamilyen, egy vagy több környezeti igény tekintetében eltérjenek a faj többi egyedeitől. Az ilyen eltérő igényt — karakter változást (character displacement) — jelentő mutáció elszaporodása egy új faj kialakulása irányában vezet (niche szegregáció).

A niche elmélet értelmében két azonos niche igényű faj nem maradhat fenn hosz-

szabb ideig egy habitusban, karakter eltolódási mechanizmus hiányában az egyik kihal. Ezt az elméletet — kompetitív kizárás elvét — GAUSE [9] alakította ki *Paramecium* fajokkal elvégzett kísérletei alapján.

A szervezetek niche szerinti elkülönülése egyben azt is jelenti, hogy egy területen élő és egymáshoz közelálló fajok környezeti igénye csak kevés tulajdonság tekintetében különbözik egymástól, és így a nichek kisebb vagy nagyobb mértékben fedik egymást. LEVIN [14] ezt úgy fogalmazza meg, hogy egy életközösségen belül a fajok összetételét nem a környezeti életfeltételek összessége, hanem a limitáló tényezők szabják meg. A taxonómiai diverzitás növekedésének egyik útját tehát a karakter eltolódási folyamatok jelentik. A habituson belüli diverzitás változási folyamatokat  $\alpha$  diverzitásnak nevezik. Egy habituson belül a fajok számának növekedésével párhuzamosan (immigráció, karaktereltolódás) a niche átfedések szükségszerűen csökkennek, vagyis a közelálló (szimpatikus) fajok közösen használt környezeti tényezőinek és helyeinek száma csökken, a fajok specializálódnak és lokalizálódnak. Ez a folyamat a hierarchikus diverzitás kialakulásához vezet (PILEOU [27]).

A diverzitás fogalmának meghatározásakor a diverzitás változásának egy másik módját is figyelembe kell venni, ez pedig a környezet változó tényezőivel párhuzamosan kialakuló diverzitás. Ebben az esetben a habitusok fokozatos változásának megfelelően figyelhető meg a fajok számának és pozíciójának változása. Egy tájon vagy egy téren belül az organizmusok környezete több-kevesebb tulajdonság szempontjából eltérő. Nedvesebb és szárazabb, fényben gazdagabb vagy szegényebb helyek stb. sorozatos átmeneteket képeznek. Ezeknek a gradiensnek megfelelően jól megfigyelhető egyes fajok populáció nagyságainak változása, vagy egyes fajok elmaradása mások megjelenése. A környezeti átmenetek fokozatainak függvényében megfigyelt faji összetétel és megoszlás változás a habitusok közötti, vagy  $\beta$ -diverzitás. Az  $\alpha$ -diverzitásnak, vagyis a habituson belüli diverzitásnak van egy másik válfaja, a  $\gamma$ -diverzitás. A fogalom magyarázatát az alábbi példa adja:  $\alpha$ -diverzitás mérhető olyan esetben pl. ha egy erdő egy meghatározott részén megállapítjuk egy vagy több nemzetséget képviselő rovarok egyed számát és faji megoszlását.  $\gamma$ -diverzitást mérünk, ha egy ilyen erdő részben felállított fénycsapdával gyűjtjük be a kérdéses fajokat,  $\beta$ -diverzitás mérése esetén pl. eltérő növényfajokon vizsgáljuk

rovarnemzetségek fajainak jelenlétét és megoszlását. A háromféle diverzitás összefüggésének lényegét WHITTAKER [39]  $\beta = \alpha/\gamma$  képlettel jellemzi. A diverzitás kialakulásának ismertett elméletét MACARTHUR [18] madarakkal kapcsolatos megfigyeléseire alapozza. Tőle függetlenül, növényekkel végzett vizsgálatok alapján WHITTAKER [39] hasonló elméletet alakított ki.

A századfordulón kialakult növényesziológiai iskolák vizsgálatainak és kutatásainak fókuszában egy területet jellemző, együttesen előforduló növényfajok társulási törvényszerűségeinek megállapítása van. Jelenlegi általános ökológiai ismereteink kialakulásában ezeknek az iskoláknak kutatási eredményét és elméleti vitái fontos szerepet játszottak. A biocénózisok tanulmányozása során nyilvánvalóvá vált, hogy a társulások — a természetes életközösségek — elhatárolása nem valószínűsíthető meg bizonyossággal, és a társulások faji összetétele sem szigorúan meghatározott. A diverzitás tanulmányozásánál ezért sem elvi, sem módszertani okokból nem lehet arra törekedni, hogy a vizsgálatok kiszemelt helyen egy természetes életközösséget vegyünk figyelembe. Csak arra lehet szorítkozni, hogy valamilyen szempontból egyértelműen elhatárolt területen vagy térben figyeljük meg bizonyos fajok jelenlétét és eloszlását és a környezet fokozatos változásaival párhuzamosan vizsgáljuk a diverzitás változását.

#### *Diverzitás kialakulása a talajban*

Eltérő fizikai és kémiai tulajdonságú talajokra egyaránt jellemző mikroflórájuk nagyfokú taxonómiai diverzitása. Egy nemzetségen belüli, és a legkülönbözőbb rendszertani egységekhez tartozó fajok egyidejű jelenléte megfelelő módszerekkel demonstrálható a talajban. MULDER és munkatársa [25], KEDDIE és munkatársai [12], LOWE és GRAY [15, 16] *Coriiform* csoportba tartozó *Arthrobacterek*, *Cellulomonasok* és *Microbacteriumok*, MARTON [22] és SZABÓ [34] sugárgombák LYSENKO [17], *Pseudomonasok*hoz tartozó fajok esetében mutatták ki, hogy a talajmintából készült tápagar lemezeken élettani biokémiai szempontból, valamint környezeti igények tekintetében sok egymáshoz hasonló, és csak néhány tulajdonság tekintetében eltérő fajok izolálhatók.

A talajok mikrobiális aktivitását a mikrokörnyezetekben végbemenő biológiai történések összegeződése jelenti. A talajba kerülő, elhalt szerves anyag részecskéi, vagy a vízben oldott szerves tápanyagok-

kal átítatott talajmorzsák időszakos tápanyagbőséget jelentenek az egyébként inaktív állapotban levő vagy alacsony biológiai aktivitást kifejtő mikroorganizmusok részére. Ezeknek a gócnak kolonizálása és hasznosítása az eddig alacsony biológiai aktivitás, és egyben populáció nagyságot képviselő fajok egyedei számára versengő viszonyokat teremt, amikor is az adott helyzetben nagyobb növekedési sebességet képviselő mutánsok elszaporodása valósul meg [23]. A talaj mikrokörnyezeteinek kialakulásában szerepet játszó sokféle tényező kölcsönhatása miatt, ezek kisebb vagy nagyobb mértékben eltérnek egymástól, és így a különböző mutációk elszaporodásának kedveznek a talajbeli viszonyok.

A kongenerikus diverzitáson kívül, a sok tulajdonság tekintetében eltérő fajok jelenléte is jellegzetessége a talajoknak, és a bennük kialakuló mikrohabitusoknak. A szimpatikus fajok esetében kevésbé jellemző, hogy élettevékenységük kölcsönösen vagy egyoldalúan függ egymástól, bár populáció nagyságukat kölcsönösen befolyásolhatják. A ragadozó-áldozat, parazita-gazda, valamint a kommenzalizmus, mutualizmus, szimbiózis egymás létét feltételező kapcsolatokban a fajok tevékenysége egymás jelenlététől függ, és így hierarchikus kapcsolatokat jelent. Erre a talaj természetes körülményei között sok példa hozható fel, így a cellulózbontó képességgel rendelkező néhány baktérium faj, sugárgombák és mikrogombák tevékenysége teszi lehetővé a növényi maradványok elsődleges bontását, és ezután azoknak a mikroszervezeteknek közvetlen vagy közvetett részvételét a mineralizációs folyamatokban melyek nem rendelkeznek celluláz enzimmel [37]. További példa a vízborításos talajok mikrobiális folyamatainak láncolata, ahol az aerob és anaerob cellulózbontás során alakulnak ki azok a tápanyagok és  $E_h$  viszonyok melyek a szulfát redukáló organizmusok igényeit kielégítik [35, 36].

#### *Különböző környezetek eltérő diverzitásai és ennek okai*

Felületes megfigyelések és rendszeres vizsgálatok eredményei alapján is megállapítható, hogy a Föld különböző szárazföldi helyeinek faji diverzitása a sarkokon a legalacsonyabb és az egyenlítő felé haladva nő. Ennek egyik oka kétségtelenül az, hogy a fizikai környezet magas elsődleges produkció képződését teszi lehetővé a trópusi helyek felé közeledve. Új fajok kialakulásának mind a magas produktivitás, mind az evolúciós időszak hossza kedvez. A mik-

rokörnyezetek kialakulása és számuknak növekedése egyben a fajok számának és a kérdéses hely diverzitásának növekedéséhez vezet. MACARTHUR [19] vizsgálatai például egyenes összefüggést mutattak ki a lombkorona szintben kialakuló eltérő fizikai jellemzőkkel rendelkező mikroökök szűke és a madárfajok száma között. Azonban nem minden magas produktív környezetben magas a diverzitás, így például SANDERS [31] torkolatvidékek közel eső óceán iszapban végzett megfigyelései alapján kimutatta, hogy az iszap alsóbb rétegeiben nagyobb a diverzitás, mint a magasabb biomassza produktív biztosító felsőbb rétegekben. Az iszap mélyebb rétegei kevésbé vannak kitéve kavarási vízmozgásoknak az édesvíz hatásának és egyéb élettani stresszhatásoknak. A nagy produktivitást biztosító torkolatvidéken a diverzitás nem a produktivitást biztosító feltételek szerint változik, hanem az élettani szempontból szélsőségesen kedvezőtlen hatások csökkenése szerint. SANDERS megfigyelései alapján jól értelmezhetővé válik a sarkokból az egyenlítő felé növekvő diverzitás, hiszen ez párhuzamos az élettani szempontból szélsőségesen kedvezőtlen körülmények csökkenésével. A trópusi helyek fajgazdagsága azért figyelhető meg, mert letális hatások kevésbé érik az ott élő szervezeteket. A fajok keletkezése vagy az immigráció időszakonként kedvezőtlen körülmények között is végbemegy, de a szélsőséges hatások lehetetlenné teszik a fajok egy részének fennmaradását ezeken a helyeken. Ezt az elméletet SLOBODKIN és SANDERS [32] nyomán, mint a stabilitás-hipotézis, ismert az ökológiai irodalomban. Az elmélet alapján az élet szempontjából időszakosan kedvezőtlen körülményeket olyan fajok képesek benépesíteni, melyek rövid idő alatt nagy populáció nagyságot hoznak létre immigrációs képességük fejlett, vagy fennmaradásukat biztosító inaktíválódási tulajdonságokkal rendelkeznek. Ezek az ún. opportunistikus fajok. Ezzel szemben stresszhatásoknak kevésbé kitett területek az ekvilibrium fajok jelenlétével jellemezhetők, ezek populációs nagyságát kevésbé határozzák meg a fizikai környezeti tényezők, többnyire intra- és interspecifikus kompetíció alakítja ki populáció nagyságukat.

#### *A talajflóra nagyjokú diverzitását meghatározó tényezők*

Mind a talaj, mind pedig a talajflóra néhány jellegzetes és különleges tulajdonsága védelmet nyújthat letális hatású környezeti ártalmak ellen, és lehetővé teszi a

kialakult diverz flóra egy részének fennmaradását talajon belül, kedvezőtlen körülmények között is. A talaj kolloid természetű alkotórészei és a talajaggregátumok [7, 10, 33] speciális vízháztartású tulajdonságai jelentős védelmet biztosítanak a kiszáradás ellen, inaktív vagy alacsony biológiai aktivitás állapotában levő mikrobák számára [4, 30]. Egy sor jellegzetes talajlakó szervezet spórákat képez (bacilusok, sugárgombák, mikrogombák) vagy tartalék tápanyagot halmoz fel sejtjein belül (korineformok, pszeudomonasok, bacilusok), és így külső tápanyag hiányában ezeket hasznosítják [3, 26]. A talajmorzsák mállása, a hőmérséklet és víztartalom változásai következtében [1] kismértékű, de viszonylag folyamatos tápanyag-ellátást biztosíthat a mikroszervezeteknek. Az időszakosan bőséges tápanyagviszonyok hatására kialakuló nagy populációk elhaló egyedei szintén tápanyagot képeznek a túlélők számára [26, 29].

#### *Populáció nagyság szabályozása a természetben*

Természetes körülmények között egy faj populáció nagyságát három tényező kölcsönhatása szabja meg. 1. Abiotikus környezeti tényezők (tápanyag, hőmérséklet, víz, pH stb. kölcsönhatásai). 2. Fajon belüli szabályozási mechanizmusok. 3. Fajok közötti kölcsönkapcsolatok.

1. Az abiotikus tényezők természetszerűen elsődlegesen meghatározzák azokat a kereteket ahol az élők közötti kapcsolatok egyáltalán létrejöhetnek.

2. Baktériumokkal protozoákkal, rovarokkal és más fajokkal tiszta tenyészetben elvégzett kísérletek rámutattak arra, hogy a növekedésnek van egy olyan szakasza, amikor a populáció nagyság exponenciálisan változik, és ilyenkor az egyedekre vonatkoztatott szaporodási ráta konstans. Ez a konstans változatlan körülmények között jellemző egy fajra vonatkozóan. Pl. A populáció nagyság duplázódása *Bacillus cereus* 20, *Pseudomonas fluorescens* 35 perc alatt *Nitromonas europaea* 11 óra alatt történhet meg (ALEXANDER [2]). Az egyedszám azonban előbb vagy utóbb eléri egy olyan sűrűséget, amikor a környezet telítődik és nem képes több egyedet eltartani. Ezt nevezik a környezet eltartóképességének. Az adott környezeti körülmények között elérhető maximális populáció nagyság a telítődési sűrűség vagy egyensúlyi sűrűség. Ha a populáció sűrűsége eléri ezt a maximumot, a növekedési ráta csökken.



A környezet eltartó képességének határait egy limitáló tényező is jelentheti pl. táplálékmenyiség kimerülése, fényhiány, anyagszertermék felhasználódás, stb. A környezeti tényező limitáló hatása pl. CHAPMAN [5] *Tribolium* (lisztkukac) fajokkal elvégzett kísérleteiben azt jelentette, hogy függetlenül attól, hogy abszolút mértékben mennyi tápanyag van jelen az organismusok környezetében 4,4 egyed/l g liszt egyedszám körül a szaporodás exponenciális szakasza lezárul. Egy kialakult zárdott erdőben a talajra kerülő magokból nem lesznek új fák, mert a felnőtt egyedek árnyékoló hatása miatt fényhiány van. Ez a közismert jelenség is a populáció sűrűségétől függő önszabályozás.

3. A fajok közötti kölcsönkapcsolatok közül a versengő folyamatoknak és az egymás létfeltételeit vagy azoknak egy részét biztosító kapcsolatoknak jelentős szerepe van a populáció nagyságok kialakításában. Az elsődleges produkció, elsődleges, másodlagos fogyasztó élelmi lánc szerint csoportosuló fajok közvetlenül vagy közvetve szabályozhatják egymás egyedeinek mennyiségét. Ezek közül a ragadozó-áldozat és parazita-gazda viszony egyike a leginkább kutatottak. Belsőszülött növényfajok más kontinensre történő átkerülésénél gyakran kiderült [8, 11], hogy a növényt károsító rovarfajok parazitájának hiányában kipusztultak a betelepített kultúrfajok vagy a növény parazitájának hiányában nagy területet elgyomosítottak a bevitt növények.

COLINVAUX [6] szerint valószínűnek látszik, hogy kiegyenlített klimatikus körülmények között pl. a trópusi őserdők esetében a lombkorona elsődleges rovarfogasztóinak populáció nagyságát az őket fogyasztó ragadozó, illetve parazita fajok jelenléte szabja meg. A növényevő rovarok populáció nagyságának robbanásszerű növekedése ritkán figyelhető meg ezeken a helyeken, és az elsődleges produkció nagyobbik része közvetlenül jut a lebontóláncba.

Mérsékelt égövi viszonyok között a kistestű ragadozók (rovarok, madarak) szerepe szintén jelentős szabályozó, de itt az abiotikus környezeti tényezőknek jelentős szerepe van.

A bonyolult kölcsönhatásokban élő fajok populáció nagyságát alakító tényezők határozzák meg az ökoszisztémák anyag- és energiaforgalmát. A tápanyag mennyisége semelyik trófikus színben sem jelenti az egyedek számának és fajok populáció nagyságának egyedüli limitáló tényezőjét, így fennmaradhat az a biotikus rendszer, melynek egyik jellemzője a fajok diverzitása.

### *Populáció nagyság változások tanulmányozásának problémái a talajban*

Egy fajhoz tartozó egyedek körkörüzték (abiotikus és biotikus) egyes tulajdonságait utánozó laboratóriumi kísérletek eredményeinek természetes viszonyok közötti érvényessége legnehezebben a populáció nagyság változásának vonatkozásban ellenőrizhető (PILEOU [28]). A talaj esetében ez még inkább fennáll, mivel a mikrobák által kolonizált talajgócok lényeges környezeti változásai rövid idő alatt végbemennek és a baktériumok többségének szaporodási sebessége is órákkal mérhető, valamint a környezet egyes adottságaitól függően változik.

A talajrészecskén vagy meghatározott talajmennyiségben tevékenykedő mikrobák egyes taxonómiai egységekhez tartozó törzseinek egyedszáma közvetett úton határozható meg. Legáltalánosabban elterjedt a hígítási lemezöntés módszere. Ennek lényege, hogy ismert súlyú talajmintából, meghatározott mennyiségű vízzel, vagy a mikroszervezetek talajalkotó részéről történő leválasztás elősegítő oldattal hígítási sorozatot készítenek és ennek egyes tagjaiból kivett alikvotokat táptágar lemezen szélesztik. A lemezen megjelenő egyes kolóniák egy a talajban levő mikroba egyedet képviselnek. A kolóniák izolálhatók a lemezről, és homogenitásuk ellenőrzése után valamint morfológiai, élettani és biokémiai jellegzetességeiknek vizsgálatával a kérdéses tenyészetek taxonómiai helye meghatározható. A lemezöntésekhez használt táptalaj összetételétől függően a talajban tevékenykedő mikroszervezetek közül csak bizonyos fajok vehetők figyelembe, azok melyeknek táplálkozási és egyéb környezeti igényeit az alkalmazott táptalaj kielégíti. Ezeken a lemezekon azok a szervezetek is kinőnek, melyek a mintavétel időpontjában csak inaktív állapotban vannak a talajban.

A faji összetétel és populáció nagyságok változásának dinamikáját befolyásoló egyes tényezőket (tápanyag, nagy hőmérséklet, stb.) a talajminták meghatározott körülmények közötti inkubálása után lehet tanulmányozni. Ezt a módszert akkor alkalmazzák, amikor például valamilyen meghatározott tápanyag átalakításában résztvevő mikroflóra változását kívánják meghatározni a talajban (nitrifikálók, cellulózbontók, stb.).

Az 50-es évek során kezdték meg, első sorban a mikrobiálisan hasznosított anyagok talajbeli átalakítási folyamatainak tanulmányozására a perkolációs [13] és a folyamatos átáramoltatási [20] módszerek alkalmazását. Mindkettő olyan eljárás,

mely lehetővé teszi valamilyen talajhoz adott mikrobiálisan hasznosítható anyag talajbeli átalakulásának mennyiségi és minőségi mérését. A perkolációs technika segítségével amikor talajjal megtöltött üvegesövön folyamatosan cirkuláltatnak át levegőt és valamilyen tápanyagot tartalmazó folyadékot, kimutatható volt, hogy különböző helyről származó talajok hasonló eredményeket adtak azonos tápanyagok átalakulásának jellemzőire vonatkozóan, és a talaj típusától függetlenül egy-egy anyag jelenlétében azonos fajok, dominanciája volt megfigyelhető. A perkolációs módszer keretében az inkubáció időtartama alatt a talajoszlopon átáramló vizes oldat összetétele döntően a talaj kémiai folyamatai és a benne tevékenykedő organizmusok anyagszere tevékenységének következtében változik meg, és csak néhány tényezőt irányítanak mesterségesen, ilyen például a talajoszlop oxigénnel való ellátása stb. A folyamatos átáramoltatási kísérletek keretében a talajoszlopból lecsöpögő oldat nem kerül vissza újra a talajba hanem a tápanyagellátottságot és az egyéb körülményeket, mesterségesen összeállított tápfolyadékokkal indukálják a kísérletben és folyamatosan adják a talajhoz. Míg a talajflóra környezetének változásai tekintetében a perkolációs eljárás egy viszonylag zárt rendszert utánoz addig a folyamatos átáramoltatás módszere, anyagátalakulási és energia áramlási tekintetben a nyíltabb rendszereket imitálja [10].

Kérdéses, hogy természetes körülmények között a talaj mikro-környezetei mint rendszerek zártabb vagy nyíltabb rendszert utánozó kísérleti feltételekkel lehet-e jobban megközelíteni.

#### *Diverzitás mérése*

Összehasonlításoknál a szó mindennapi értelmében az a diverzebb habitus vagy közösség melyben több faj van jelen. Azonos fajszámú közösségek azonban jelentősen különböznek egymástól aszerint, hogy az egyedek hogyan oszlanak meg a jelenlevő fajok között. Nyilván ha az egyedek nagy többsége egy fajhoz tartozik és a többi faj csak néhány egyeddel van képviselve, a diverzitás egészen más jellegű, mint azonos nagyságú populációval szerezhető fajok esetében. Az ökológiai vizsgálatoknál gyakran szükségessé válik egy olyan index megállapítása, mely mind a jelenlevő fajok számát, mind eloszlásuk milyenségét kifejezi. A diverzitási index meghatározása érdekében következetesen és egyértelműen el kell határozni azt a területet vagy teret ahonnan figyelembe akar-

juk venni a szervezeteket, és meg kell határozni a megfigyelések időpontját. Tisztázni kell, hogy milyen taxonokhoz tartozó fajok jelenlétét kívánjuk vizsgálni.

Az információelméletben egy kód információ tartalmára vonatkozó index alkalmazhatóságát ökológiai diverzitási indexként MARGALEF [21] vetette fel először 1958-ban, és azóta a makro-fauna és flóra diverzitásának mérésére széleskörűen alkalmazzák. PILEOU két könyve [27, 28] részletesen foglalkozik a diverzitás mérésének elméleti és matematikai technika kérdéseivel. Az alábbiakban mivel ez a talajflóra diverzitásának mérésére is alkalmasnak látszik, az index számítását ismertetem röviden PILEOU szerint [28]. A SHANNON-WIENER index a  $H'$  jó lehetőséget ad arra, hogy egy vizsgált közösség fajszámát a hozzájuk tartozó egyedek relatív megoszlásának függvényében lehessen kifejezni.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$
 valamilyen egységben kifejezve.

A képlet  $p_i$  kifejezése a közösségnek az  $i$  fajhoz tartozó hányadát jelenti, az  $s$  a megfigyelt fajok számát. A logaritmus tetszés szerint, mind természetes (nat), mind 2 alapú (bit), mint 10 alapú (decit) lehet. Az index számításánál feltételezzük, hogy a vizsgált közösség meghatározatlanul nagy (vagyis nem jelent numerikus hibát az a feltételezés, hogy az egyedek számát végtelennek tartjuk.) Másik feltételezés, hogy az egyedek megoszlását a fajok között pontosan ismerjük (tehát a mintavételből eredő hibákkal nem kell számolni). A  $H'$  indexnek alábbi három tulajdonsága az ökológiai diverzitás mérésének követelményeit jól biztosítja. 1. Egy adott fajszámnál  $H'$  akkor éri el maximális értékét ha  $p_i = 1/s$  minden egyes  $i$  értékre vonatkozóan (mindegyik faj azonos populáció nagysággal van jelen). Ilyen esetben a közösség teljesen egyenletes eloszlású. 2. Két teljesen egyenletes eloszlású közösség esetében a nagyobb fajszámú közösségnek lesz magasabb  $H'$  indexe. 3.  $H'$  additív komponensekre bontható (pl. ha egy kiterjedt magas diverzitású közösség a vizsgálat tárgya, akkor a teljes diverzitás nemzetségen belüli és nemzetségek közötti vagy más taxonómiai egységekre bontható fel).

A közösség eloszlásának egyenletessége a  $J = \frac{H'}{H'_{\max}}$  indexszel fejezhető ki. Ez esetben a  $H'$  értékét egy olyan feltételezett esetre vonatkozóan is meghatározzák amikor a vizsgált közösség egyedeinek eloszlását a fajok ( $s$ ) szerint teljesen egyenletesnek tételezzük fel ( $1/s$ ),

$$H' \max = - \sum \frac{1}{s} \log \frac{1}{s} = - \log \frac{1}{s} = \log s$$

$$J = \frac{H'}{H' \max} = \frac{- \sum p_i \log p_i}{\log s}$$

Nagyon sok esetben a  $H'$  érték számítását megnehezíti az a tény, hogy egy kiterjedt közösségből vett minta nem tükrözi a valóságos helyzetet, a mintavétel hibaforrásai miatt. Az ezzel kapcsolatos nehézségek elkerülésének egyik lehetősége az, hogy magát a mintát tekintik egy közösségnek. Ilyenkor minden egyed és minden faj figyelembe vehető, vagyis teljes censzust lehet végrehajtani. Tekintettel arra, hogy a diverzitási index meghatározása mindig valamilyen összehasonlítás érdekében történik, mikrohabitusok esetében kielégítő lehet a feltételezés szerint eljárni.

Az információ elméletben a SHANNON-WIENER-képlet végtelen mennyiségű „üzenetet” tartalmazó kódok információ tartalmának mérésére szolgál. A diverzitás mérésénél a kiterjedt közösségek képviselik az „üzenetet” tartalmazó kódokat. Az üzenetek — vagyis a véges egyed- és fajszámú — közösség meghatározására így a képlet nem alkalmas. Helyette a BRILLOUIN index használható:

$$H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s}$$

ahol  $N! = N(N-1)(N-2)$

A közösség  $s$  számú fajt tartalmaz és  $N_s$  képezi az egyes fajokhoz tartozó egyedek számát. A megfigyelt közösség (kollektív) teljes nagysága:

$$N = \sum N_i$$

A  $H'$  és a  $H$  között az a különbség, hogy a  $H'$  mindig becslült, a  $H$  pedig meghatározott érték.

A közösség egyenletességét a  $J$ -t a  $H'$  indexhez hasonlóan számítják, de mind számlálóban, mind a nevezőben a Brillouin-index kerül:

$$J = \frac{H}{H' \max}$$

## Irodalom

- [1] ADU, J. K. & OADES, J. M.: Physical factors influencing the decomposition of organic materials in soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.* 10. 109-115. 1978.
- [2] ALEXANDER, M.: Introduction to Soil Microbiology. 2nd Ed. Wiley, New York. 1977.
- [3] BOYLEN, CH. W. & MULKS, M. M.: The survival of *Corynebacterium* bacteria during periods of prolonged starvation. *J. Gen. Microbiol.* 105. 323-334. 1978.
- [4] BROCKWELL, J. & PHILLIPS, L. J.: Survival at high temperatures of *Rhizobium meliloti* in peat inoculant on lucerne seed. *Aust. J. Sci.* 27. 332-333. 1965.
- [5] CHAPMAN, R. N.: Animal ecology with special reference to insects. McGraw-Hill. New York. 1931. In: Colinvaux, P. A.: Introduction to Ecology. Wiley. New York. 1973.
- [6] COLINVAUX, P. A.: Introduction to Ecology. Wiley. New York. 1973.
- [7] COOK, R. J. & PAPENDICK, R. I.: Soil water potential as a factor in the ecology of *Fusarium roseum* f. sp. *cerealis* "culmorum". *Plant and Soil.* 32. 131-145. 1970.
- [8] DE BACH, P. (Ed.): Biological Control of Insect Pest and Weeds. Reinhold. New York. 1964.
- [9] GAUSE, G. F.: The Struggle for Existence. Williams and Wilkins. Baltimore. 1934. In: LASKIN, A. I. & LECHEVALIER, H.: Microbial Ecology. CRC Press. Cleveland. 1974.
- [10] HATTORI, T.: Microbial Life in the Soil. Dekker. New York. 1973.
- [11] HOLLOWAY, J. K.: Projects in biological control of weeds. In: DE BACH, P. (Ed.): Biological Control of Insect Pest and Weeds. Reinhold. New York. 1964.
- [12] KEDDIE, R. M., LEASK, B. G. S. & GRAINGER, J. M.: A comparison of *Corynebacterium* bacteria from soil and herbage: cell wall composition and nutrition. *J. Appl. Bacteriol.* 29. 17-43. 1966.
- [13] LEES, H.: The soil percolation technique. *Plant and Soil.* 1. 221-230. 1949.
- [14] LEVIN, S. A.: Community equilibria and stability and extension of the competitive exclusion principle. *Amer. Nat.* 104. 413-423. 1970.
- [15] LOWE, W. E. & GAY, R. T. G.: Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. I. Classification. *Soil Biol. Biochem.* 4. 459-468. 1972.
- [16] LOWE, W. E. & GRAY, R. T. G.: Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. II. Growth of bacteria introduced into the soil. *Soil Biol. Biochem.* 5. 449-462. 1973.
- [17] LYSSENKO, D.: *Pseudomonas* — an attempt at a general classification. *J. Gen. Microbiol.* 25. 379-409. 1961.
- [18] MACARTHUR, R. N.: Patterns of species diversity. *Biol. Revs.* 40. 510-533. 1965.
- [19] MACARTHUR, R. N. & MACARTHUR, J.: On bird species diversity. *Amer. Nat.* 98. 387-397. 1964.
- [20] MACURA, J. & MALEK, I.: Continuous-flow method for the study of microbiological processes in soil samples. *Nature.* 182. 1976. 1958.
- [21] MARGLEF, D. R.: Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3. 36-71. 1958.
- [22] MARTON, M.: Egy csernozjom-szerű réttalaj mikrobiológiai vizsgálata különös tekintettel a sugárgomba flóra ökológiájára, fiziológiájára és vertikális (szintek, alszintek szerinti) tagolódására. Kandidátusi disszertáció. Budapest. 1961-1962.
- [23] MEERS, J. L.: Growth of bacteria in mixed cultures. In: LASKIN, A. I. & LECHEVALIER, H.: Microbial Ecology. CRC Press. Cleveland. 1974.
- [24] Modern Methods in the Study of Microbial Ecology. ROSSWALL, TH. (Ed.) Proc. Symp. Agric. Coll. NFR. Uppsala. IBP Swedish Nat. Comm. Ed. Stockholm. 1972.
- [25] MULDER, E. G. & ANTHEUNISSE, J.: Morphologie, physiologie et écologie des *Arthrobacter*. *Ann. Inst. Pasteur.* 105. 46-74. 1963.
- [26] NIOH, Ó. & FURUSAKA, C.: Growth of bacteria in the heat killed cell suspension of the same bacteria. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 14. 373-385. 1968.
- [27] PIELOU, E. C.: Ecological Diversity. Wiley. New York. 1975.
- [28] PIELOU, E. C.: Population and Community Ecology. Principles and Methods. Gordon and Breach. New York. 1974.

- [29] POSTGATE, J. R. & HUNTER, J. R.: The survival of starved bacteria. *J. Gen. Microbiol.* 29. 233–263. 1962.
- [30] ROBINSON, J. B., SALONIUS, P. O. & CHASE, F. E.: A note on the differential response of *Arthrobacter* spp. and *Pseudomonas* spp. to drying in soil. *Can. J. Microbiol.* 11. 746–751. 1965.
- [31] SANDERS, H. L.: Marine benthic diversity. A comparative study. *Amer. Nat.* 102. 243–282. 1968.
- [32] SLOBODKIN, L. B. & SANDERS, H. L.: On the contribution on environmental predictability to species diversity. Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symp. in Biology*. No. 22. 82–95. 1969.
- [33] STOTZKY, G.: Activity, Ecology and Population Dynamics of Microorganisms in Soil. In: LASKIN, A. I. & LÉONÉVALIER, H.: *Microbial Ecology*. CRC Press. Cleveland. 1974.
- [34] SZABÓ, I. M.: *Microbial Communities in a Forest-rendzina Ecosystem. The Pattern of Microbial Communities*. Akadémiai kiadó. Budapest. 1974.
- [35] TAKAI, Y. & KAMURA, T.: The mechanism of reduction in water logged paddy soil. *Folia Microbiol.* 11. 304–313. 1966.
- [36] TIMÁR, M. É. & PÁTKAI, T.: A biológiai szódaképződést befolyásoló ökológiai tényezők vizsgálata a talajban. *Agrokémia és Talajtan*. 16. 151–160. 1967.
- [37] TRIBE, H. T.: Ecology of micro-organisms in soils as observed during their development upon buried cellulose film. In: *Microbial Ecology*. 7th Symp. Soc. Gen. Microbiol. 287–298. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 1957.
- [38] VIDA, G.: Genetic Diversity and Environmental Future. *Environmental Conservation*. 5. (2) 127–132. 1978.
- [39] WHITTAKER, R. H.: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21. 213–251. 1972.

TÍMÁR M. ÉVA

MTA Talajtani és Agrokémiai  
Kutató Intézete, Budapest

Érkezett: 1979. március 29.